

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK**

**DUBOKOMORSKI GLAVONOŠCI
(Mollusca, Cephalopoda)**

**DEEP-SEA CEPHALOPODS
(Mollusca, Cephalopoda)**

SEMINARSKI RAD

Ines Bistrić
Preddiplomski studij znanosti o okolišu
(Undergraduate Study of Environmental Science)
Mentor: doc. dr. sc. Jasna Lajtner

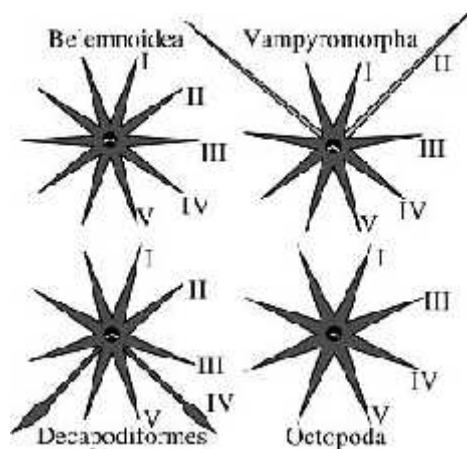
Zagreb, 2009.

1. UVOD	1
2. EVOLUCIJA GLAVONOŽACA I RAZVOJ DUBOKOMORSKIH VRSTA	3
3. KARAKTERISTIKE DUBOKOMORSKIH STANIŠTA	5
4. PRILAGODBE DUBOKOMORSKIH VRSTA GLAVONOŽACA	7
5. DUBOKOMORSKE VRSTE GLAVONOŽACA: NADRED DECAPODIFORMES	12
5.1. DUBOKOMORSKA MEGAFUNA	12
5.1.1. Vrsta <i>Architeuthis</i> sp.	13
5.1.2. Vrsta <i>Mesonychoteuthis hamiltoni</i>	15
5.1.3. Vrsta <i>Galiteuthis phyllura</i>	17
5.1.4. Vrsta <i>Taningia danae</i>	18
5.1.5. Vrsta <i>Dosidicus gigas</i>	19
5.1.6. Vrsta <i>Onykia robusta</i>	20
5.1.7. Vrsta <i>Kondakovia longimana</i>	20
5.2. PORODICA CHIROTEUTHIDAE	21
5.3. PORODICA MAGNAPINNIDAE	22
5.4. PORODICA MASTIGOTEUTHIDAE	23
5.5. PORODICA LYCOTEUTHIDAE	24
5.6. PORODICA PROMACHOTEUTHIDAE	24
5.7. PORODICA BATHYTEUTHIDAE	24
6. DUBOKOMORSKE VRSTE GLAVONOŽACA: NADRED OCTOPODIFORMES	25
6.1. RED VAMPYROMORPHA	25
6.2. RED OCTOPODA	27
6.2.1. Porodica Opisthoteuthidae	27
6.2.2. Porodica Cirroteuthidae	28
6.2.3. Porodica Stauroteuthidae	29
6.2.4. Porodica Allopeposidae	29
6.2.5. Porodica Amphitretidae	30
7. LITERATURA	31
8. SAŽETAK	33
9. SUMMARY	33

1. UVOD

Glavonošci (lat. Cephalopoda) su jedna od najzanimljivijih skupina životinja u oceanima. Osnovna tjelesna građa ovu skupinu svrstava zajedno sa životinjama kao što su puževi, školjkaši i sl. u koljeno Mollusca, iako se ti vešinom brzi i aktivni karnivori znatno razlikuju od ostalih životinja tog koljena. Vrlo su razvijeni i svojim složenim ponašanjem puno sličniji ribama, nego ostalim beskralješnjacima (Hanlon i Messenger, 1996). Uz to većina glavonožaca nema vanjsku ljusku osim par vrsta roda *Nautilus* za razliku od većine ostalih mekušaca. Sve dubokomorske vrste pripadaju podrazredu Coleoidea, odnosno danas živu u ovoj podskupini Neocoleoidea, stoga su u daljnjem opisu zanemarene specifičnosti podrazreda Nautiloidea.

Tijelo glavonožaca je bilateralno simetrično s unutarnjom ljuskom koja je vrlo reducirana ili je uopće nema. Imaju dugačke krakove pričvršćene na glavi, a po tome je i cijeli razred dobio ime. Prema broju krakova podijeljeni su u dva nadreda: Octopodiformes i Decapodiformes. Nadred Octopodiformes obuhvaća 2 reda: Vampyromorpha i Octopoda sa nekoliko dubokomorskih vrsta, a Decapodiformes obuhvaća redove Oegopsida, Myopsida, Sepioidea i Spirulida (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca). Kod nadreda Decapodiformes četvrti od pet parova krakova je modificiran u tentakule (Sl. 1). Slično je i kod reda Vampyromorpha, drugi par je modificiran u senzorne filamente, dok pak kod vrsta reda Octopoda potpuno je nestao pa te vrste imaju 8 funkcionalnih krakova. Na svim kracima nalaze se prijanjalke, a krakovi im služe za hvatanje hrane, kretanje, a kod mužjaka i za razmnožavanje.



Slika 1. Shematski prikaz položaja krakova kod različitih skupina glavonožaca podrazreda Coleoidea. Belemnoida je izumrla skupina glavonožaca s osnovnim rasporedom 10 jednolikih krakova, dok kod svih ostalih skupina dolazi do neke vrste modifikacije (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

Osim krakova glavonošci za pokretanje koriste plaštanu šupljinu, miši ima oja ali plašt i lijevak, koji je važan za smjer gibanja. Takav „mlazni pogon“ je energetski jako zahtjevan pa stoga neki organizmi koriste peraje kao primarni lokomotorni organ. To je naročito često kod dubokomorskih vrsta, gdje je u mraku važnost brzine smanjena (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca). U plaštanoj šupljini je smješten jedan par škrga pomoću kojih glavonošci dišu. Optjecajni sustav im je zatvoren za razliku od svih ostalih mekušaca koji imaju otvoreni optjecajni sustav. Osim već nabrojenim karakteristikama, glavonošci se ističu od ostalih mekušaca, ali i svih ostalih beskralješnjaka svojom „inteligencijom“. Živani sustav im je vrlo organiziran s maksimalnim stupnjem cefalizacije u svih beskralješnjaka. Imaju sposobnost učenja, a istraživanja su pokazala da brže uče i promatraju i druge glavonošce, nego li treniranjem u laboratoriju (Fiorito i Scotto, 1992).

Gubitkom vanjske ljuske glavonošci su postali ranjiviji pa su stoga razvili drugačiji način zaštite od predatora. Koža glavonožaca sadrži nekoliko slojeva malih obojenih stanica, kromatofora, koji prekrivaju i reflektiraju te stanice, iridocite. Ekspanziju i kontrakciju kromatofora vrše mišići i u koži koji su putem živčanog sustava pod direktnom kontrolom mozga. Promjena boje kože se može odvijati vrlo brzo, a osim za obranu od predatora glavonošci je koriste i za kamuflažu prilikom lovljenja plijena i tijekom udvaranja. Također mnogi glavonošci za obranu od predatora posjeduju i vrećicu s crnilom koja je povezana s probavnim sustavom. U bukalnoj vrećici se nalaze hitozne eljusti koje nalikuju na papigin kljun (Sl. 2). Uz sve navedeno glavonošci imaju vrlo razvijene oči koje građom slične oči ima sisavaca, a unatoč vrlo dobrom vidu glavonošci vrlo slabo čuju. Znanstvenici objašnjavaju njihovu „gluhost“ kao evolucijski odgovor na milijun godina dugu predaciju od strane kitova zubana i delfina, koji plaše svoj plijen jakim glasanjem (Pechenik, 2005).

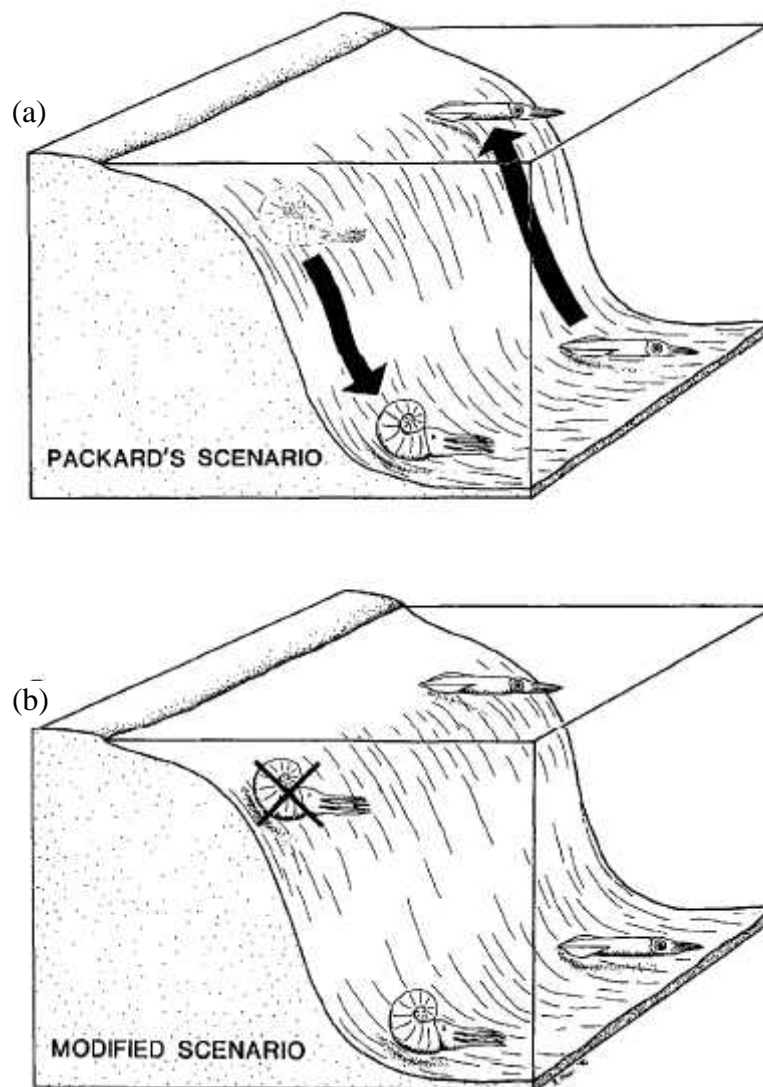


Slika 2. eljusti nalik papiginom kljunu (www.bogleech.com/bio-ceph.html).

2. EVOLUCIJA GLAVONOŽACA I RAZVOJ DUBOKOMORSKIH VRSTA

Glavonošci su se prvi puta pojavili kao odvojena taksonomska skupina mekušaca u kambriju, prije 500 milijuna godina, ali polovica tih predaka već je izumrla do kraja silura, prije 400 milijuna godina, a samo je nekoliko vrsta podrazreda Nautiloidea preživjelo do danas (Jereb i Roper, 2005). Preostali danas žive i glavonošci pripadaju podrazredu Coleoidea, a razvili su se krajem trijasa i početkom jure. Prema fosilnim nalazima prvobitni glavonošci podrazreda Coleoidea su bili mala stvorenja (20 mm), ali im je postepeno veličina rasla (Hanlon i Messenger, 1996). Njihova evolucija je direktno vezana uz razvoj regulacije uzgona te potom redukcije ljuske i razvoja plaštane muskulature za mlazni pogon. Uslijedile su promjene u koži budući da je ona postala vrlo bitna za komunikaciju i kamuflažu, razvoj osjetnih organa, povećanje veličine mozga i pojava sofisticiranijeg ponašanja.

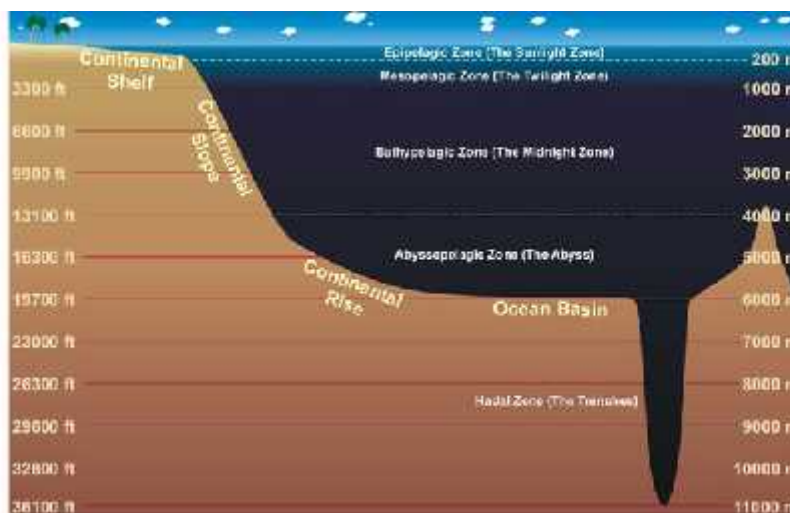
Postoje dvije teorije evolucije glavonožaca podrazreda Coleoidea koje ujedno objašnjavaju pojavu dubokomorskih glavonožaca. Prema prvoj, Packardovoj teoriji vrste podrazreda Nautiloidea su prvotno nastanjivale samo plitkomorski i obalni okoliš (Sl. 3a). Uslijed radijacije riba i morskih gmazova u mezozoiku kao posljedica predacije i kompeticije dogodila se migracija Nautiloidea na otvoreni ocean i u veću dubinu. Gubitak vanjske ljuske evolucijski je odgovor na ograničenu dubinu uslijed hidrostatskog tlaka koji djeluje na šupljine u životinji ispunjene plinom pod niskim tlakom. Nakon nekog razdoblja ribolike vrste bez vanjske ljuske, koje pripadaju podrazredu Coleoidea postepeno su se vraćale u plitko more. Novija paleontološka istraživanja ozbiljno dovode u pitanje Packardovu teoriju budući da najstariji predstavnici podrazreda Coleoidea datiraju još iz devona pa stoga na njih nije mogla utjecati morska radijacija riba i gmazova iz mezozoika. Doduše, s druge strane većina tih vrsta je izumrla do kraja mezozoika te ostaje mogućnost utjecaja predacije riba i morskih gmazova na evoluciju većine danas živućih vrsta. Aronson je modificirao Packardovu teoriju (Sl. 3b). Prema toj teoriji vrste podrazreda Nautiloidea i Coleoidea su nastanjivale i plitkomorski i dubokomorski okoliš tijekom paleozoika i ranog mezozoika, a predatori i fizikalni događaji postepeno su eliminirali vrste podrazreda Nautiloidea iz plitkomorskog okoliša (Aronson, 1991). Prema toj teoriji dubokomorski glavonošci su se u pravilu razvili paralelno s plitkomorskim.



Slika 3. Usporedba Packardove (a) i Aronsove teorije (b) o postanku vrsta podrazreda Coleoidea. Prilagođeno na temelju Aronson, 1991.

3. KARAKTERISTIKE DUBOKOMORSKIH STANIŠTA

Oceani prekrivaju 70,8% Zemljine površine, a oko 90% tog područja čine dubokomorska staništa ukoliko smatramo da se pojam duboko more odnosi na dubine veće od 200 m. Doduše ta dubina varira ovisno o lokaciji na Zemlji, a ekolog Tony Koslow definira ju kao dubinu ispod koje više nije moguća fotosinteza. Općenito gledano duboko more obuhvaća sve zone oceana osim epipelagičke (Sl. 4). Mezopelagička zona ili tzv. zona sumraka je zona koja još uvijek prima malu količinu svjetlosti, ali nedovoljno za fotosintezu. U pravilu se pruža od 200 do 1000 m dubine. Na nju se nastavlja batipelagička zona u koju ne prodire više nikakva svjetlost, a karakteriziraju je jako niske temperature i vrlo mala biomasa organizama. Na otprilike 3000 m dubine na batipelagičku zonu se nastavlja abisalna. Karakteriziraju je uniformni uvjeti, vrlo niska temperatura i tama. Prosječna temperatura na 4000 m, što je ujedno i prosječna dubina oceana, je 2°C. Sve je vrlo mirno, bez ikakvih utjecaja s površine, a količina kisika ovisi isključivo o količini koja se otopi u polarnim regijama, od kuda sva voda u abisalnoj zoni potječe. Koncentracija nutrijenata je također uniformna, no viša nego u zonama iznad budući da se u abisalnoj i hadalnoj zoni sedimentira mrtva biološka tvar. Životinje koje žive u tom području moraju moći podnijeti tlak čak do 75 842 330 Pa. Posljednja zona oceana, hadal nalazi se samo u dubokomorskim jarcima, u sloju vode ispod 6000 m. Zbog ogromnog tlaka to je najslabije istraženo područje na Zemlji (www.untamedscience.com/biology/world-biomes/deep-sea-biome).



Slika 4. Shematski prikaz oceanskih zona (www.learner.org).

Dubokomorska staništa karakterizira visoki tlak, niske temperature, tama, mala biomasa i stalni uvjeti. Fizikalni i kemijski uvjeti stupca vode u oceanima vrlo variraju unutar prvog kilometra, ali povećanjem dubine postaju relativno stalni. Nema nikakvih dnevnih ili sezonskih promjena. Hidrostatski tlak je linearna funkcija, na svakih deset metara dubine tlak se povećava za 1 atmosferu ili 101 325 Pa. On utječe na topljivost plinova u vodi, a na dubini od 1 km tlak počinje utjecati na ekstrakciju CO_2 iz vode za pretvorbu u CaCO_3 . Povećanjem dubine, a ujedno i tlaka otežana je ekstrakcija kisika za disanje te je smanjena enzimska aktivnost. Koncentracija kisika opada ispod sloja vode koji se miješa, ali je znatno geografski i sezonski varijabilna. U regijama s „upwellingom“, velika produkcija na površini uzrokuje povećanu količinu organskog ugljika u dubljim dijelovima, a mikrobiološka razgradnja smanjuje količinu otopljenog kisika. Temperatura je vrlo niska, u prosjeku između 0 i 6°C, a unatoč tami cjelokupnog staništa svjetlost je vrlo važan faktor za životinje u tom području. Obmane i vizualne varke su česte između predatora i plijena. Česte velike količine organskog detritusa su jako rasprostranjene u stupcu vode, a gustoća im ovisi o produkciji na površini. Većina tog materijala je reflektirajuća sa svjetlosnim bakterijama koje proizvode svjetlost uslijed mehaničke stimulacije, stoga bilo kakvo gibanje životinje u dubini može prouzrokovati bioluminisenciju u okolnoj vodi i odati lokaciju životinje. To je možda jedan od razloga smanjene aktivnosti u dubini. Općenito, biomasa u dubokom moru odgovara godišnjoj produkciji na površini, a opada povećanjem dubine kako se veze do osnove hranidbenog lanca produžuju. Raznolikost vrsta također opada s dubinom (Robison, 2004).

4. PRILAGODBE DUBOKOMORSKIH VRSTA GLAVONOŽACA

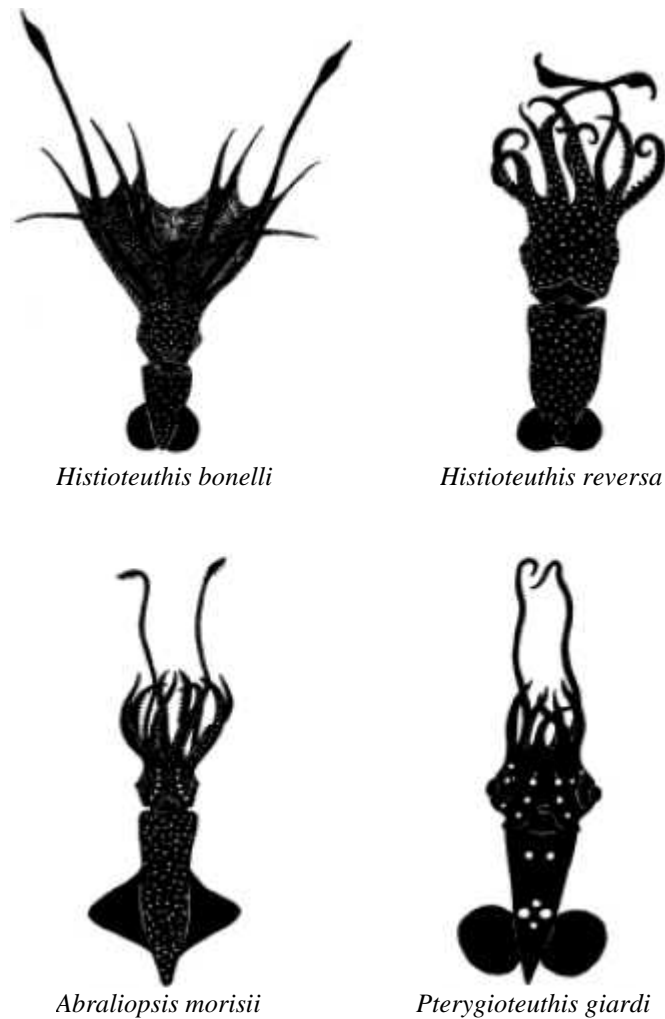
Kod dubokomorskih glavonožaca razvile su se razne morfološke i fiziološke prilagodbe, kao i promjene ponašanja za razliku od plitkomorskih vrsta. Tijela su im ve inom viskozna i dok se u starijoj literaturi navodi i relativno mala, noviji podaci potvr uju gigantske proporcije nekih vrsta, koje su nekada smatrane samo znanstvenom fantastikom. Iako gigantizam u dubokomorskih glavonožaca nije pravilo, vrste poput divovske lignje i hobotnice sve više privla e pozornost znanstvenika. Prva saznanja o takvim životinjama potje u iz mornarskih pri a te iz svjedo enja o ogromnim lešinama koje bi se ponekad pojavile na obalama. Nažalost upravo te lešine i ljudska mašta doveli su do pretjerivanja u vezi s „morskim udovištima“. Zahvaljuju i modernim molekularnim metodama danas se zna da ve ina tih lešina nisu gigantske lignje ili hobotnice, ve se naj eš e radi o nekoj vrsti kitova ije se tijelo toliko raspalo da podsje a na viskozna tijela golemih glavonožaca (Carr i sur., 2002). S druge strane moderna tehnologija nam je otvorila vrata u duboko more i omogu ila znanstvenicima da prošire svoja saznanja o dubokomorskim glavonošcima promatraju i ih po prvi put u njihovom prirodnom okruženju. Nakon otkri a sonara najve i napredak u dubokomorskom istraživanju je bio razvoj podvodnih vozila, HOV-a (human occupied vehicles), ROV-a (remotely operated vehicles) i AUV-a (autonomous underwater vehicles) (Robison, 2004). Unato svom tom tehnološkom napretku promatranje dubokomorskih glavonožaca *in situ* je i dalje otežano visokim troškovima, nemogu nosti uzimanja uzoraka bez ošte ivanja, a i samo promatranje ponašanja je upitno budu i da je ono najvjerojatnije samo odgovor na prisutnost nepoznatih objekata u okolini, kao i zaga enja svjetlom od strane podmornica i sli nih ure aja u tom ina e vrlo tamnom okružju.

Svi ti problemi su najvjerojatnije i razlog zašto znanstvenici nikada nisu uhvatili odraslu gigantsku lignju živu, no zahvaljuju i mrtvim primjercima poznata je njena anatomija. Susreti s drugim živim dubokomorskim glavonošcima otkrili su neke tajne ponašanja i preživljavanja u dubokom moru. Tako za razliku od epipelagi kih vrsta, kromatofori i obojenost tijela uslijed stalno mra nog okružja su znatno manje izraženi i bitni. Kod velikog broja dubokomorskih vrsta broj kromatofora je znatno reduciran, a smanjeni su i dijelovi mozga za upravljanje kromatoforima. Vrsta *Vampyroteuthis infernalis* (Chun, 1903) nema kromatofora, osim onih povezanih s fotoforima, a kod vrsta roda *Cirrothauma* oni potpuno nedostaju. Ve ina ih je obojena crveno ili crno, budu i da obje boje u dubokom moru jednako izgledaju, skrivaju i

životinje u tami. S druge strane optički sustav ostaje vrlo dobro razvijen kao i kod epipelagijskih vrsta sa specifičnostima koje se javljaju kod nekih rodova. Oni su im vrlo velike što je prednost za skupljanje svjetla i visoku rezoluciju, a kod vrsta rodova *Histioteuthis*, *Amphitretus* i *Sandalops* su tubularne, pomoću kojih te vrste usmjeravaju vid jedino u smjeru izvora svjetlosti. Kod vrsta roda *Histioteuthis* samo je jedno oko tubularno, a ujedno i dvostruko veće od drugog. Pogled normalnog oka je usmjeren ventrolateralno, a tubularnog prema gore. Normalnim okom životinja se istovremeno usredotočuje na svijet oko i ispod sebe, a tubularnim većim okom na svijet iznad sebe, naročito na svjetlo koje proizvode ventralni organi riba, lignji i drugih organizama u svrhu kamuflaže. S druge strane samo je kod jednog roda dubokomorskih glavonožaca zabilježena redukcija oka. Vrste roda *Cirrothauma* pojavljuju se uglavnom ispod 3000 m, oni su im bez leća, a u mozgu nema optičke hijazme i optički režnjevi su manji i jednostavniji u organizaciji nego kod ostalih glavonožaca. Prvotno se mislilo da su hobotnice ovog roda slijepe, no njihove su u dijametri vrlo široke oko 14 mm) unatoč nepostojanju leće i te kako dovoljne za detekciju bioluminiscencije (Robison, 2004). Još jedna zapanjujuća karakteristika dubokomorskih glavonožaca je nedostatak mrežice s crnilom. Iako je prisutna kod svih dubokomorskih vrsta lignji, ne postoji kod vrste *V. infernalis*, svih vrsta podreda Cirrata te kod nekoliko dubokomorskih vrsta podreda Incirrata (Hanlon i Messenger, 1996).

Bioluminiscencija je vrlo važna i u estetskoj osobini većine dubokomorskih organizama pa tako i dubokomorskih glavonožaca. Moguće su tri oblika bioluminiscencije, pomoću svjetlosnih organa fotofora, koji su ovisno o vrsti različitno raspoređeni (Sl. 5), pomoću džepa s bakterijama, koji su pokriveni ovisno o potrebi te sekrecijom svjetlećeg materijala u okolnu vodu. Osvjetljenje može biti stalno ili bljeskavo. Biokemijska baza za bioluminiscenciju je luciferin koji kontrolira enzim luciferaza, a samim se oksidacijom proizvodi svjetlost kod većine bioluminiscencijskih organizama. Luciferin koristi spojeve kisika za efikasnu denaturalizaciju slobodnih radikala, stoga ga najviše ima u dijelovima tijela s visokom koncentracijom slobodnih radikala, kao što su koža, crijeva i gonade. Organizmi u afotnoj zoni su puno više izloženi štetnim spojevima kisika, ali su zbog izostanka sunčeve zračenja mnogo manje u opasnosti od slobodnih radikala. U takvim uvjetima, gdje je oksidacija slobodnih radikala manje kritična i luciferaza nije potrebna za anaerobni metabolizam, razvio se vrlo učinkovit i koristan sustav bioluminiscencije na temelju tzv. luciferin-luciferaza sistema. Valna duljina gotovo sve bioluminiscencije u morima je između 470 i 490 nm, plavozelene boje. To je optimalni raspon

valnih duljina budu i da se kraće ili duže valne linije vrlo brzo apsorbiraju. Primarna uloga bioluminiscencije kod dubokomorskih glavonožaca je u prehrani i obrani, a sekundarna u reprodukciji i komunikaciji (www.tonmo.com).



Slika 5. Raznolika distribucija fotofora kod četiri različite dubokomorske vrste. Prilagođeno temelju Boyle i Rodhouse, 2005.

Vrlo bitna karakteristika svih dubokomorskih vrsta, naročito onih koji vertikalno migriraju kroz stupac vode, je kontrola uzgona. Upotreba prostora ispunjenih s plinom unutar tijela je vrlo učinkovita kontrola uzgona za životinje koje žive blizu površine, no na većim dubinama takva kontrola uzgona je energetski neisplativa. Kod većine dubokomorskih glavonožaca njihovo viskozno tijelo sadrži visoke koncentracije amonijevih iona pomoću kojih aproksimira gustoću vode, tvoreći neutralni uzgon i sprječavajući tonjenje. U osnovi taj princip

je sli an onome koji se koristi u raznim ronilicama pa e na tom primjeru biti i objašnjen. Naime, neutralni uzgon predstavlja uravnoteživanje sila težine i uzgona. Ve ina ronilica se izvodi tako da budu neutralnog uzgona, što zna i da lebde u vodi. Ronilica lagano negativnog uzgona e tonuti, a ona lagano pozitivnog uzgona izranjavati prema površini pa se promjenom ravnoteže težine i uzgona mogu dobiti energetski u inkovito zaranjanje i izranjanje kod dubinskih ronilica. Pritom je najjednostavnija metoda promjene uzgonske ravnoteže odbacivanje balastnih utega (www.hrbi.hr/_images/files/izdavastvo_38.doc). Glavonošci nemaju balastne utege, ali otopina amonijevih iona unutar odjeljaka u tijelu i miši ima ima sli nu funkciju. Tkivo plašta i krakova je prošireno u mrežaste odjeljke za zadržavanje teku ine. Ve ina glavonožaca sadrži amonijeve ione u obliku amonijevog klorida, a zadržavanje tog spoja u tkivu je na ra un miši ne mase pa su im stoga tijela vrlo mlohava (Boyle i Rodhouse, 2005). Me utim amonijak kompenzira energiju izgubljenu gubitkom miši ne mase kao što se i ugljik iz miši nog proteina na kraju koristiti za gamete i energiju (O'Dor, 2002), ali i tijelu daje karakteristi an miris pa su vrste koje kontroliraju uzgon na ovaj na in nezanimljive za op u konzumaciju.

Lov plijena, kao i izbjegavanje predatora znatno se razlikuju u dubokom moru od onog u foti koj zoni. Bez svjetla i pod pretpostavkom da plijen nije stalno obasjan bioluminiscencijom lov se više ne svodi toliko na vizualni aspekt te nema uobi ajene, esto dugotrajne i energetski zahtjevne, potjere za plijenom. Predatori se uglavnom koriste tehnikom sjedenja i ekanja, što je ujedno rezultiralo razvojem tek nekoliko sustava za obranu u plijena. Slabo aktivan život se podudara s razvojem debljeg tkiva i ve ih proporcija kod dubokomorskih vrsta. U takvim uvjetima, gdje je brzo plivanje prilikom dugotrajnog lova plijena ili izbjegavanja predatora rijetka pojava, anaeroban metabolizam je nepotreban pa je stoga ve ina dubokomorskih glavonožaca smanjila razinu ukupnog metabolizam, distribuiraju i energiju efikasnije i smanjuju i koli inske potrebe za hranom. Razina metabolizma kod glavonožaca opada pove anjem dubine. U usporedbi s ribama ili rakovima prilagodbe metabolizma kod glavonožaca znatno su drasti nije uslijed njihovog vrlo aktivnog života u foti koj zoni te modifikacije za život u dubokome moru.

Niska razina metabolizma, strah od partnera i slaba produktivnost staništa utje u na reproduktivno ponašanje dubokomorskih glavonožaca. Reprodukcijska je kod ove skupine životinja energetski najzahtjevniji doga aj u njihovom cijelom životu. Mogu nost za parenje može se dogoditi samo jedanput ili se uop e ne dogoditi. Mužjaci proizvode pakete i sjemena,

spermatofore koje prebacuju u ženku pomoću u velikog organa iz plašta, penisa ili modificiranog, hektokotiliziranog kraka. Ženke dubokomorskih hobotnica uglavnom pohranjuju spermatofore do proizvodnje jaja, kada ih istovremeno oplođuju i poliježu u male nakupine. Ženke čuvaju jaja do izlegnutja, štite i brane od predatora te prozračuju nakupine. Sjedenje na jajima je produženo kod dubokomorskih vrsta, čak do 400 dana kod nekih vrsta. Za to vrijeme hobotnice se ne hrane te umiru nakon izljudanja mladih. Većina ženki dubokomorskih lignji ne sjedi na svojim jajima, ali su često jako ozlijeđene nakon polaganja jaja. Učestalo im fali koji krak, tentakuli, a ponekad čak i peraje pa većina umire nekoliko sati nakon mriještenja (www.tonmo.com).

Kao kod svih glavonožaca, tako i kod dubokomorskih zabilježeni su raznoliki oblici prijanjalki na krakovima. Kod vrste *Stauroteuthis syrtensis* (Verrill, 1879) prijanjalke svijetle te su izgubile mogućnost vrstog držanja (Sl. 6). To je posljedica duge evolucije. Naime većina hobotnica koje žive na morskom dnu koriste svoje prijanjalke kako bi se držale za stjenovitu podlogu i lovile plijen. Mužjaci često drže prijanjalke preko glave kako bi privukli ženke. Kada su jedinke vrste *S. syrtensis* u prošlosti napustile dno mora i otišle u duboke tamne oceanske vode takvo ponašanje više nije imalo smisla. U novom okruženju je bila manja kompeticija i manje predatora pa im stoga više nisu trebale prijanjalke za držanje i hvatanje, kao ni za privlačenje partnera budući da ih je u mraku nemoguće vidjeti. Evolucija kroz mutacije je dovela do toga da im prijanjalke koje drže na glavi svijetle. Međutim, ta svjetlost osim partnera je privlačila i kopepodne rarije te su stoga hobotnice „proširile“ svjetlost po svim krakovima u obliku paukove mreže, tjerajući rarije prema ustima. Kada im se rarije dovoljno približe sklope krakove i zarobe ih (Collard III., 2006).



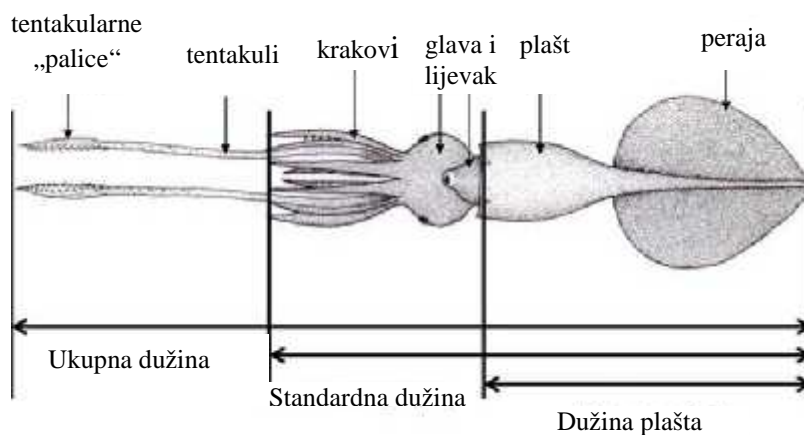
Slika 6. Svjetleće prijanjalke kod vrste *Stauroteuthis syrtensis* (Collard III., 2006).

5. DUBOKOMORSKE VRSTE GLAVONOŽACA: Nadred Decapodiformes

Nadred Decapodiformes sadrži veliki broj dubokomorskih vrsta, a u ovom je radu izdvojeno sedam vrsta: *Mesonychoteuthis hamiltoni* (Robson, 1925), *Architeuthis* sp., *Galiteuthis phyllura* (Berry, 1911), *Onykia robusta* (Verrill, 1876), *Taningia danae* (Joubin, 1931), *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835), *Kondakovia longimana* (Filippova, 1972) u sklopu dubokomorske megafaune te pet dubokomorskih porodica: Chiroteuthidae, Magnapinnidae, Mastigoteuthidae, Bathyteuthidae, Promachoteuthidae. Istaknula bih još jednu dubokomorsku vrstu, *Heteroteuthis dispar* (Ruppell, 1844), unutar porodice Sepiolidae, koja izbacuje bioluminiscencijske oblake umjesto tinte (www.thecephalopodpage.org).

5.1. DUBOKOMORSKA MEGAFAUNA

Sve vrste izdvojene unutar ovog potpoglavlja gigantskih su veličina. To podrazumijeva dorzalnu dužinu plašta (DML=dorsal mantle length) veću od 1 m (www.tonmo.com). Uz dužinu plašta još se mjeri standardna i ukupna dužina (Sl. 7). Većina saznanja o tim gigantskim vrstama se temelji na lešinama koje se povremeno pojave na površini mora ili na obali, a često se radi samo o dijelovima tijela kao što su krakovi i tentakuli. Susreti sa živim vrstama su rijetki, a ukoliko se i dogode u većini slučajeva se radi o juvenilnim primjercima.



Slika 7. Osnovna morfologija i karakteristične mjere glavonožaca nadreda *Decapodiformes*. Preuzeto i prilagođeno prema www.tonmo.com.

5.1.1. Vrsta *Architeuthis* sp.

U starijoj literaturi nailazimo na veliki broj vrsta koje pripadaju rodu *Architeuthis*. Povijesno gledano rodu je pridodana 21 vrsta (Sweeney i Roper, 2001), no danas se uglavnom taj broj sveo na tri vrste. Rod je kozmopolitski (Sl. 8), a osim najpoznatije vrste *Architeuthis dux* (Steenstrup, 1857) u sjevernom dijelu Atlantskog oceana, pripadaju mu i *A. martensi* (Hilgendorf, 1880) u sjevernom dijelu Tihog oceana i *A. sanctipauli* (Verlain, 1877) u južnim dijelovima oceana (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca). S druge strane neki izvori govore samo o jednoj vrsti (Hanlon i Messenger, 1996) pa se se moja razmatranja o ovoj vrsti zaustaviti na razini roda. U velikom broju slučajeva vrste roda *Architeuthis* ili kolokvijalnog naziva gigantske lignje (engl. giant squid) su opisane na temelju jednog uzorka, a budući da su ti uzorci rijetko bili cjeloviti nije postojao holotip vrste pa su stoga znanstvenici često bili u nemogućnosti da usporede svoje uzorke sa drugima te su jednostavno proglasili novu vrstu. Veliki broj lešina je pronađen duž obala Newfoundlanda, Velike Britanije i Skandinavije uslijed tople morske struje u istom dijelu Atlantskog oceana. Manja koncentracija otopljenog kisika u toplijoj vodi zajedno s vrlo niskom koncentracijom kisika u krvi gigantskih lignji je razlog veće pojave lešina u tom dijelu oceana (Brix, 1983). Čini se doduše da u novije vrijeme znanstvenici imaju više sreće pa osim lešina povremeno nailaze i na žive primjerke. Tako je dr. Steve O'Shea 2001. godine uhvatio mlade jedinke, koje su nažalost ubrzo uginule u zatočeništvu. Dr. Tsunemi Kubodera i njegov tim su u dva navrata, 2004. i 2006. godine fotografirali žive odrasle jedinke (Sl. 9), koje su tako čer ubrzo uginule nakon ulova.



Slika 8. Žuta boja na slici označava rasprostranjenost vrste *Architeuthis* sp. (www.nationalgeographic.com).



Slika 9. Fotografija 7 metara duge ženke gigantske lignje uhvaćene 2006. godine južno od Tokija (www.nationalgeographic.com).

Unatoč poznatoj gigantskoj veličini, navode o 20 metara duga koja vrsti *Architeuthis* sp. znanstvenici oštro odbacuju. Od 130 znanstveno proučenih primjeraka te vrste niti jedan nije imao dužinu plašta veću od 2,25 m te ukupnu dužinu veću od 13 m (www.tonmo.com). Prosječna težina im je 450 kg (Boyle i Rodhouse, 2005), a vrsta se u pravilu pojavljuje između 300 i 1000 m dubine (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

Architeuthis sp. je u biti poput jednog ogromnog stroja primarno podređenog hranjenju i parenju. Gotovo cijelu unutrašnjost plašta zauzimaju ogromni želudac i crijeva te organi za reprodukciju. Prehrana im se sastoji od riba, rakova i manjih lignji, a novije analize ukazuju na kanibalizam budući da su pronađeni ostaci iste vrste unutar želuca. Istraživanja na temelju analize natrijevih i amonijevih iona u cijelom tijelu, koje *Architeuthis* sp. koristi za kontrolu uzgona, pokazuju preferirani položaj životinje pod kutem od 45°. *Architeuthis* sp. rade zauzima položaj pod kutem nego horizontalni položaj, karakterističan za plivanje paralelno s površinom ili dnom mora, što upućuje na zaključak da je vrsta pasivni predator, a ne aktivni. Peraje i plašt su položeni prema gore, a krakovi prema dolje s dva duga kraka i tentakula koji padaju gotovo vertikalno. Proširenja s prijanjalkama na kraju tentakula imaju ulogu kliješta hvatajući i plijen nekoliko metara od životinje (www.tonmo.com). Muskulatura plašta i krakova je slabo razvijena kao i kod većine ostalih dubokomorskih glavonožaca, a na krakovima i tentakulima nemaju kukice, što također potvrđuje ulogu pasivnog predatora. Peraje su im slabe i u odnosu na veličinu tijela, vrlo male.

Parenje vrste *Architeuthis* sp. se svodi na slu ajne susrete u mraku te usa ivanje spermatofora od strane mužjaka u ženkinе krakove. Mužjaci nemaju hektokotilizirani krak ve vrlo duga ki penis, u pravilu nešto kra i od plašta, koji izbacuju kroz lijevak iz plašta i direktno usa uju spermatofore u ženku. Kako spermatofori iz krakova dospiju do jajnih stanica nije poznato. Oplo ena jaja ženka izbacuje kroz lijevak u obliku sferi ne mase promjera oko pola metra te ih obgrli krakovima dok se masa upijanjem morske vode ne pove a do otprilike 2 metra u promjeru. Takva masa pluta u manjim dubinama oko 3 tjedna. Kada se mladi izlegnu putuju prema površini. U pli im dijelovima oceana hrane se plijenom koji je 1,5 puta ve i od njih dok ne dosegnu odre enu veli inu kada se zauvijek vra aju u dublje dijelove oceana (www.tonmo.com).

Oko gigantske lignje promjera 25 cm je jedno od najve ih u cijelom životinjskom svijetu. Vrlo je sli no oku kralješnjaka, a u nekim pogledima ak i superiornije. Stanice za prikupljanje svjetlosti u oku gigantske lignje se okre u prema izvoru svjetlosti, a ne od nje kao kod kralješnjaka te tako er nemaju slijepu to ku. Najvjerojatnije ne razlikuju boje, ali mogu prepoznati male razlike u tonu (Piper, 2007). Me utim, opti ki režnjevi su relativno manji u usporedbi s ostalim vrstama nadreda Decapodiformes.

5.1.2. Vrsta *Mesonychoteuthis hamiltoni*

Vrsta pripada porodici Cranchiidae i u osnovi je vrlo sli na svim drugim predstavnicima te porodice, no odska e svojom gigantskom veli inom. Najve i zabilježeni primjerak je imao dužinu plašta od 2,5 m, no ukupna dužina mu je bila tek 5,4 m (www.tonmo.com). Unato ve oj ukupnoj dužini vrste *Architeuthis* sp., vrsta *Mesonychoteuthis hamiltoni* je znatno masivnija u podru ju glave i plašta od vrste *Architeuthis* sp. iste dužine. Najve a zabilježena težina *M. hamiltoni* je 495 kg (Sl. 10). Dužina doljnje eljusti (LRL=lower rostral beak length) tog primjerka je iznosila 42,5 mm, a LRL *M. hamiltoni* prona enih u utrobi vrste kita *Physeter macrocephalus* iznosi 49 mm što upu uje na zaklju ak da *M. hamiltoni* doseže znatno ve e veli ine od onih dosad izmjerenih (www.squid.tepapa.govt.nz). Kao sve vrste porodice Cranchiidae i *M. hamiltoni* ima o i položene na prednjoj strani glave, tj. stereoskopski vid zahvaljuju i emu može vrlo to no procijeniti udaljenost, što je vrlo važno kod lova plijena. O i

su im najveće u cijelom životinjskom svijetu, promjera 27 cm, a na svakoj od njih nalaze se fotofori, koji omogućuju divovskoj lignji (engl. colossal squid) dovoljno svjetla da vidi svoj plijen u mraku. Budući da bi im ispruženi krakovi smetali tijekom gledanja, *M. hamiltoni* drži svoje krakove prema gore, preko glave, u tzv. „kakadu“ položaju. Na krakovima i na krajnjim proširenjima tentakula uz prijanjalke se nalaze kukice za bolje hvatanje i držanje plijena. Kukice na tentakulima mogu rotirati 360° (Sl. 11), no manje su od onih na krakovima.



Slika 10. Vrsta *M. hamiltoni* od 495 kg ulovljena u Rossovom moru 2007. godine (www.squid.tepapa.govt.nz).



Slika 11. Rotirajuće kukice na tentakularnim proširenjima (www.squid.tepapa.govt.nz).

Vrsta *M. hamiltoni* je za razliku od gigantske lignje vrlo aktivni i agresivni predator. Pljačka joj je miši av kao i masivne parne repne peraje. Longitudinalnom undulacijom peraja divovska se lignja kreće prema naprijed, često vrlo brzo i eksplozivno prilikom napada na plijen. Hrani se prvenstveno patagonijskim zubanom, ribom koja može narasti i do 2 m. Hranu kida pomoću klijesta u ustima te dodatno usitnjava pomoću radule kako bi mogla proći kroz vrlo uski jednjak do želuca. Vrsta je rasprostranjena isključivo u pojasu mora oko Antartike, na dubinama ispod 1000 m pa znanstvenici vrlo malo znaju o životnom ciklusu ove vrste. Većina istraživanja je vršena na mladim jedinkama, koje se javljaju iznad 1000 m.

5.1.3. Vrsta *Galiteuthis phyllura*

Vrsta *Galiteuthis phyllura* također pripada porodici Cranchiidae pa se kao i većina drugih vrsta te porodice oslanja više na nevidljivost zbog prozirnosti tijela (Sl. 12) i na promjene boje i držanja za obranu, nego na ispuštanje oblaka tinte. Kada je uznemirena jako napuše plašt s vodom te ispusti tintu u šupljinu plašta. Tako se brzo pretvori iz prozirne lignje u vrlo tamnu. Također zna ponekada proširiti kromatofore na području plašta, oko i između krakova te na krakovima daju im crvenu boju. Takve jarko crvene krakove raspoređuje oko tijela u obliku izvrnutog kišobrana (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

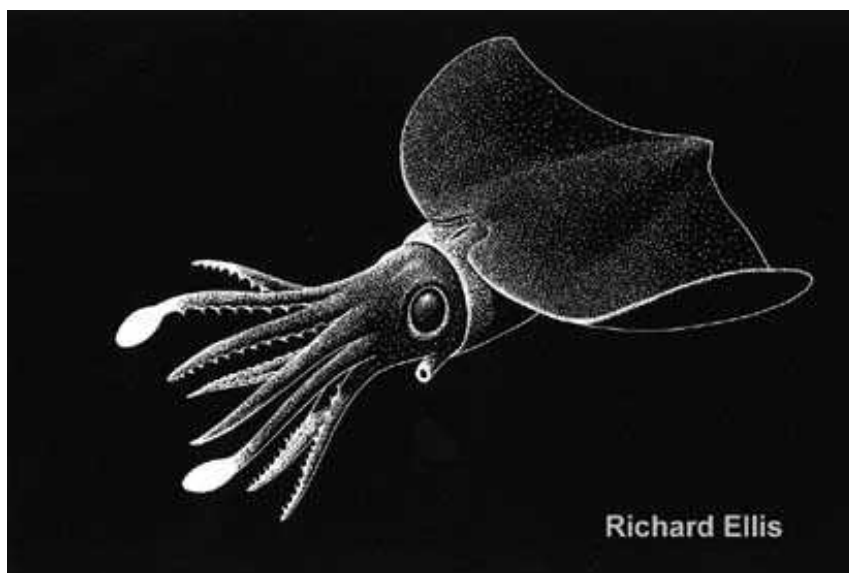
Zabilježene su jedinke *G. phyllura* s dužinom plašta od 2,7 m što ovu vrstu svrstava po dužini plašta odmah iza *Mesonychoteuthis hamiltoni*, a ispred vrsta roda *Architeuthis*, no ukupna dužina im je znatno manja, tek oko 4 m. Vertikalna rasprostranjenost joj varira od 1000 do 1300 m (www.bukisa.com/articles/33440_giant-creatures-of-the-deep-sea).



Slika 12. Mlada jedinka prozirnog tijela vrste *G. Phyllura*
(www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

5.1.4. Vrsta *Taningia danae*

Vrsta *Taningia danae* se razlikuje od svih ostalih vrsta naređa Decapodiformes po broju krakova. Ima samo osam krakova, a nedostaju joj tentakuli. Međutim juvenilni primjerci imaju tentakule uz ostalih osam krakova pa se zbog toga ova vrsta nalazi unutar nadreda Decapodiformes. Dok sazriju, ti tentakuli im se reduciraju u rudimentarne filamente ili jednostavno nestanu. Zanimljivo je tako i da se na krajevima dvaju krakova nalaze ogromni žuti fotofori (Sl. 13). To su najveći organi za proizvodnju svjetlosti u cijelom životinjskom svijetu. Svjetljenjem fotofora životinja upravlja pomoću crnih membrana nalik olovnim kapcima koje se mogu otvarati i zatvarati (www.thecephalopodpage.org). Kada je uznemirena *T. danae* napada te koristi svoje fotofore kako bi uznemirila predatore. Bljeskanje fotofora uglavnom traje tek djelić sekunde, no zabilježeno je svjetljenje fotofora na vrhovima krakova do 7 sekundi. Na krakovima se nalaze i snažne kukice. Tijelo joj je kao u većine dubokomorskih vrsta viskozno sa širokim perajama koje se pružaju gotovo do vrha plašta (Sl. 13), a maksimalna zabilježena dužina plašta je 1,7 m. Rasprostranjena je u tropskim i umjerenim regijama svih oceana te u borealnim vodama sjevernog Atlantskog oceana. Vrsta je vertikalno distribuirana do dubina od 3000 m (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).



Slika 13. Skica vrste *T. danae*. Isti u se veliki fotofori na vrhovima krakova i peraje koje sežu gotovo do vrha plašta (www.thecephalopodpage.org).

5.1.5. Vrsta *Dosidicus gigas*

Vrsta *Dosidicus gigas* je najveća vrsta u porodici Ommastrephidae s maksimalnom dužinom plašta od 1,2 m, ukupnom dužinom do 2 m i težinom od 45 kg. Osim naziva ogromna lignja (engl. jumbo squid) za ovu vrstu se često upotrebljavaju i nazivi Humboldtova lignja te crveni vragovi (španj. diablos rojos). Naziv Humboldtova lignja vrsta je dobila jer se pojavljuje u području Humboldtove morske struje blizu obale Južne Amerike. Stanište joj se općenito prostire u dubinama od 200 do 700 m, u istočnom dijelu Tihog oceana, od Ognjene zemlje do sjeverne Kalifornije. U novije vrijeme vrsta se pojavljuje sve sjevernije, čak do Aljaske što naročito zabrinjava ekološke koji smatraju da *D. gigas* širi svoj teritorij prema sjeveru uslijed globalnog zatopljenja i/ili uslijed prelova njihovih prirodnih predatora. Godine 2002. more je izbacilo na plaže Kalifornije stotine mrtvih Humboldtovih lignji (Sl. 14), a oceanografi kao razlog navode neku ekološku katastrofu. Ime crveni vragovi su im nadjenuli meksički ribari zbog crvene boje koju jedinke *D. gigas* poprime kada ih se ulovi. Crvena boja im inače služi za kamuflažu i skrivanje od predatora u dubokom moru budući da se ne razlikuje previše od ostalog tamnog okruženja. Kao pravi aktivni predator vrsta se ne predaje olako ni kad je uhvaćena. Često pošprica ribare s vodom i tintom, a zabilježeni su napadi i na ronioca. Vrsta se koristi u komercijalne svrhe od početka 70-tih godina prošlog stoljeća s prosječnim godišnjim ulovom do 10000 tona. Služi uglavnom kao mamak, a na nekim tržištima se koristi konzervirana u prehrani (www.marinebio.org).



Slika 14. Stotine Humboldtovih lignji izbačene u ljeto 2002. godine na plažu u području Orange County-a, Kalifornija (www.lankaenews.com/English/popimage_image_gallery.php?id=141).

Tijelo vrste je veliko, s tankim plaštom i duga kim, jakim krakovima s po 100 do 200 nazubljenih kukica te svjetle im tentakulima. Vrsta je socijalna te se pojavljuje u grupama, ponekad i do 1200 članova. Grupa ogromnih lignji pliva brzinom od 5 do 24 km/h te mogu iskočiti iz vode i kliziti kroz zrak kako bi pobjegli predatorima. Također migriraju u grupama zbog hranjenja i mriještenja. U proljeće tisuće jedinki migrira prema sjeveru do Kalifornijskog zaljeva. Razmnožavaju se samo jednom u životu. Plijeće love noću, također u grupama. Hrane se pretežito svjetle im ribama, škampima i drugim mekušcima. Zabilježeni su slučajevi kanibalizma nad ozlijeđenim ili u mrežu ulovljenim jedinkama (www.nationalzoo.si.edu/default.cfm).

5.1.6. Vrsta *Onykia robusta*

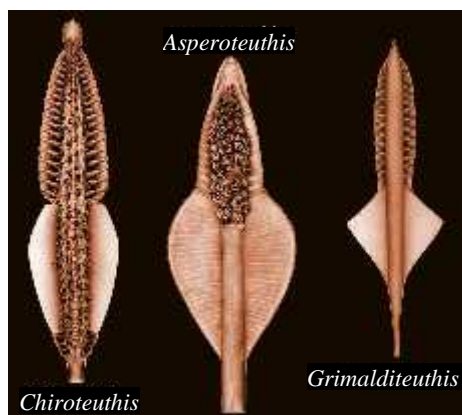
Vrsta *Onykia robusta* je rasprostranjena u umjerenim i borealnim vodama u sjevernom dijelu Tihog oceana. Najveća je vrsta tog roda s maksimalnom dužinom plašta od 2 m. Krakovi im sadrže 50 do 60 prijanjalki te su često jednake dužine kao i plašt. Proširenja na krajevima tentakula su tanka te sadržavaju 15 do 18 kukica (www.bukisa.com/articles/33440_giant-creatures-of-the-deep-sea).

5.1.7. Vrsta *Kondakovia longimana*

Vrsta *Kondakovia longimana* je jedina vrsta ovog roda, a pojavljuje se u južnim dijelovima oceana. Dužina plašta joj varira od minimalnih 85 cm do 1,15 m. Najveći primjerak ukupne dužine 2,3 m je pronađen 2000. godine na Antartici. Pripada istoj porodici kao i *Onykia robusta*, tj. porodici Onychoteuthidae ili tzv. kukastim lignjama. Ovu vrstu karakterizira prisutnost 33 kukice i marginalnih prijanjalki duž cijelog proširenja tentakula (www.bukisa.com/articles/33440_giant-creatures-of-the-deep-sea).

5.2. PORODICA CHIROTEUTHIDAE

Ova porodica broji oko 19 vrsta, a sve su dubokomorske i sporogibaju e. Vrste su male do srednje veličine s najvećom izmjerenom dužinom plašta od 78 cm kod vrste *Aperoteuthis acanthoderma* (Lu, 1977). Tijelo im je viskozno i tanko s produženim vratnim dijelom. Imaju veliki broj komorica unutar plašta, glave i krakova ispunjenih s otopinom amonijevog klorida za kontrolu uzgona. Većina vrsta ima dugačke tanke tentakule. Progresivni gubitak prijanjalki na tentakularnim proširenjima može se pratiti kod tri roda ove porodice (Sl. 15). Kod vrsta roda *Chiroteuthis* oralna površina tentakularnih proširenja sadrži prijanjalke raspoređene u četiri reda. Kod vrsta roda *Aperoteuthis* proksimalni dio je gol, bez prijanjalki, a distalni ima prijanjalke u četiri reda, dok je kod vrsta roda *Grimalditeuthis* cijela oralna površina tentakularnih proširenja bez prijanjalki (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).



Slika 15. Oralne površine tentakularnih proširenja kod vrsta rodova *Chiroteuthis*, *Asperoteuthis* i *Grimalditeuthis* (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

Rod *Chiroteuthis* sadrži najviše vrsta unutar ove porodice. Sve vrste ovog roda posjeduju veliki broj fotofora razmještenih duž ventralnih dijelova krakova, oko oči i na visceralnom dijelu tijela. Fotofori na vrhu tentakula su znatno povećani s mišićnim kaptcima koji se otvaraju i zatvaraju. Pretpostavlja se da ti fotofori služe kao mamac za plijen. Dugački tentakuli se mogu potpuno uvući u izdužene cijevi koje tvori široka lateralna membrana na četvrtom paru krakova. četvrti par krakova je ujedno deblji i duži od ostalih te sadrži veliki broj vezikula ispunjenih amonijevim kloridom. Zbog te tekućine unutar krakova, tijelo ovih lignji uglavnom je koso položeno s krakovima usmjerenim prema gore (Sl. 16).



Slika 16. Vrsta *Chiroteuthis veranyi* (Ferussac, 1835) s karakteristično koso položenim tijelom i krakovima usmjerenim prema gore (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

5.3. PORODICA MAGNAPINNIDAE

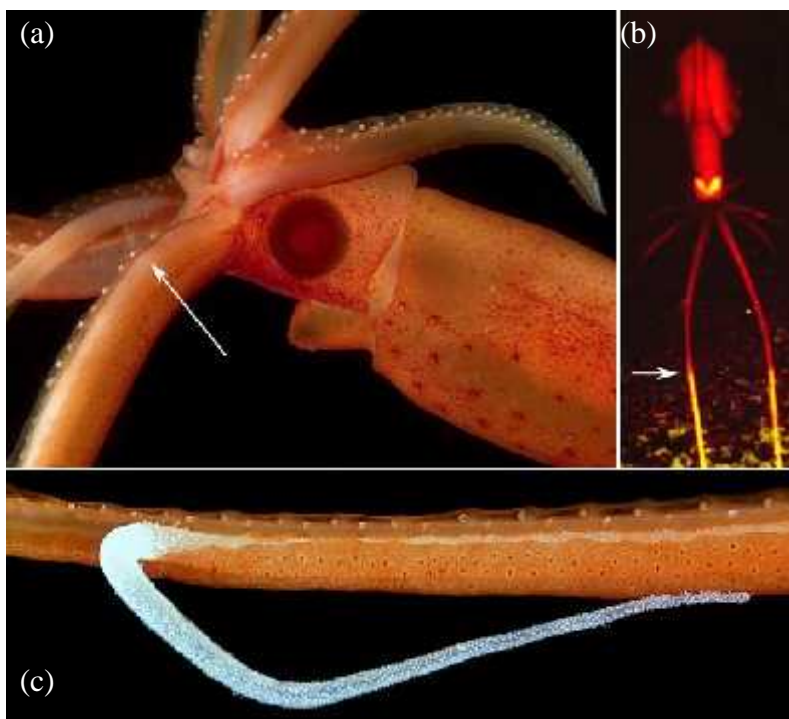
Porodica Magnapinnidae sadrži 5 dubokomorskih vrsta koje pripadaju rodu *Magnapinna*. Vrste imaju malu glavu s velikim oči, a na terminalnoj postavljenim perajama. Imaju duge i tanke krakove te tentakule koje je teško raspoznati pa djeluje kao da imaju deset jednakih krakova. Krakovi i tentakuli su podijeljeni u dva dijela, proksimalni kraći dio i distalni duži dio između kojih se nalazi „lakat“. Obično su postavljeni u neobičnom položaju, ali za ovu skupinu karakterističan položaj (Sl. 17). Proksimalni dijelovi su postavljeni gotovo okomito na os tijela, a distalni potom gotovo paralelno s osi tijela. Grube procjene iz podmornica svjedoče o 7 m dugim krakovima i tentakulima (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).



Slika 17. Vrsta *Magnapinna* sp. u karakterističnom položaju (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

5.4. PORODICA MASTIGOTEUTHIDAE

Porodica Mastigoteuthidae sadrži jedan rod, *Mastigoteuthis* s 13 vrsta. To je taksonomski najnesre enija porodica dubokomorskih glavonožaca budu i da se ve ina specifi nih karakteristika vrsta odnosi na tentakule i kožne fotofore koji se esto izgube ili oštete tijekom ulova. Vrste su slabo miši ave i nemaju mlazni pogon, crvenkaste su boje s produženim etvrtim parom krakova i bi olikim tentakulima. Iako su kromatofori prisutni, ve ina crvenog pigmenta potje e od drugih stanica u koži. Tentakularna proširenja su prekrivena s tisu e malih, esto mikroskopskih prijanjalki, a sve što ih dotakne ostaje zalijepljeno za njih. Peraje su im uglavnom male i postavljene iza miši nog dijela plašta. Ponašanje je promatrano iz podmornica kod dvije vrste roda *Mastigoteuthis*. Uo ene su kako plutaju tik iznad oceanskog dna s obješenim tentakulima tek par mm iznad dna kako bi uhvatile kopepodne ra i e i druge sitne vrste (Sl. 18b). Tentakuli se nalaze unutar lateralnih membrana etvrtog para krakova te izlaze na vrhovima krakova (Sl. 18a,c) (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).



Slika 18. (a) Pogled na branhijalnu krunu vrste *Mastigoteuthis agassizii* (Verrill, 1881). Strelica označava bazu tentakula unutar lateralne membrane etvrtog kraka. (b) Fotografija vrste *Mastigoteuthis* sp. kako lebdi tik iznad oceanskog dna. Strelica označava mjesto izlaska tentakula iz membrane. (c) Uvećani prikaz mjesta izlaska tentakula iz kraka kod vrste *M. agassizii*. Preuzeto i prilagođeno prema www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca.

5.5. PORODICA LYCOTEUTHIDAE

Vrste ove dubokomorske porodice su male i miši ave. Pojavljuju se uglavnom u mezopelagi kim dubinama tijekom dana, a no u migriraju u površinske vode. Neki primjerci su pronađeni na dubini od čak 3000 m (Pechenik, 2005). Pojavljuju se u tropskim i suptropskim širinama svih oceana osim sjevernog dijela Tihog oceana. Posjeduju raznolike svjetlosne organe. Sve vrste imaju ovalne fotofore na tentakulima, o njim jagodicama i na visceralnom dijelu tijela. U pravilu emitiraju svjetlo u crvenom, plavom i bijelom dijelu spektra (Pechenik, 2005). Kod nekih vrsta je vrlo izražen seksualni dimorfizam.

5.6. PORODICA PROMACHOTEUTHIDAE

Vrste ove porodice su male, slabo miši ave lignje koje se pojavljuju isključivo u velikim dubinama batipelagičke zone. Porodica Promachoteuthidae se međutim istovremeno u velikom broju jedinki i geografski ograničenom distribucijom vrsta što nije karakteristično za batipelagičke glavonošce. Maksimalna zabilježena dužina plašta je 184 mm kod muškog primjerka. Karakteristično obilježje ovih vrsta je redukcija oči, a vrsta *Promachoteuthis* sp. ima najmanje oči i prekrivene pseudorožnicom od svih vrsta nadreda Decapodiformes. Vrste ove porodice nemaju vrećicu s crnilom, kao ni analne peraje (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

5.7. PORODICA BATHYTEUTHIDAE

Porodica obuhvaća tri male dubokomorske vrste. Imaju tamno crveno obojeno tijelo, kratke krakove i tubularne oči usmjerene prema naprijed. Peraje su im male, okrugle i odvojene. Mali fotofori se nalaze na bazama svih krakova, osim četvrtog para. Vrste se pojavljuju u svim oceanima, u dubljim mezopelagi kim ili batipelagi kim dijelovima (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

6. DUBOKOMORSKE VRSTE GLAVONOŽACA: Nadred Octopodiformes

Nadred Octopodiformes sadrži dva reda: Octopoda i Vampyromorpha. Red Vampyromorpha je isključivo dubokomorski, a sadrži samo 1 vrstu. Red Octopoda sadrži dva podreda, Cirrata, kojeg čine dubokomorske hobotnice i Incirrata, koji obuhvaća 85% vrsta hobotnica (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

6.1. RED VAMPYROMORPHA

Red sadrži samo jednu vrstu, *Vampyroteuthis infernalis*. Vrsta je kolokvijalno ime, vampirska lignja iz pakla, dobila zbog tamno crvene boje kože, purpurno crvene mreže između krakova, bijelih eljusti i crvenih oči (Sl. 19). Iako ima neke osobine zajedničke s hobotnicama i s lignjama, također se znatno razlikuje od njih, prvenstveno po prilagodbama na dubokomorsko stanište, zbog čega ova vrsta pripada zasebnom redu. Kod vrste je zabilježen gubitak vrećice s tintom i većine aktivnih kromatofora, razvoj fotofora i viskoznog tijela. Vrsta ima crne i crveno smeđe kromatofore koji nisu funkcionalni jer su izgubili mišiće koji omogućuju brzu promjenu boje. Aktivni kromatofori su se zadržali tek uz fotofore. Fotofori u obliku velikih okruglih organa se nalaze posteriorno na svakoj peraji, a mali fotofori su raspršeni po površini plašta, lijevka i glave (www.animaldiversity.ummz.umich.edu/site/index.html).



Slika 19. Vrsta *V. infernalis*. Boja oči na ovoj fotografiji je plava, a ne crvena zbog kuta snimanja iz podmornice (www.tonmo.org).

V. infernalis je reliktna vrsta, jedina preživjela do danas od nekada velike i raznolike grupe glavonožaca (www.tonmo.com). To je jedina vrsta glavonožaca koja živi cijeli život u sloju vode s minimalnom koncentracijom kisika na dubinama od 600 do 800 m u tropskim i umjerenim dijelovima oceana. *V. infernalis* uspijeva preživjeti u takvom siromašnom okolišu zbog jedinstvene sposobnosti tolerancije niskih koncentracija kisika. Ima vrlo razvijen mehanizam ekstrakcije kisika iz vode pomoću velike površine škrga i respiratornog pigmenta hemocijanina koji efikasno veže kisik u krvi. Još jedna karakteristika koja ovu vrstu izdvaja od svih ostalih glavonožaca je prisutnost senzornih filamenata. Retraktilni filamenti imaju ulogu pronalaženja hrane u mračnim dubinama, a često su duži od ostatka životinje. *V. infernalis* rastegne filamente te kada ih plijen dotakne životinja brzo dopliva do tog mjesta nadajući se da će uloviti plijen. Prije se smatralo da su filamenti modificirani krakovi, ali novije precizne anatomske studije pokazuju da su filamenti drukčije inervirani od krakova, što ukazuje na zasebni razvoj filamenata (www.thecephalopodpage.org).

Dramatična metamorfoza juvenilne jedinke u adultnu je također karakteristična za ovu vrstu. Juvenilna jedinka relativno nalikuje na adultnu osim po položaju peraja. Juvenilne jedinke se razvijaju s perajama homolognim onima kod ostalih glavonožaca, no nakon što dosegnu dužinu plašta između 15 i 25 mm počinju rasti anteriorno drugi par peraja, a prvi se s vremenom reapsorbira (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca). Uslijed razvoja novog para peraja, *V. infernalis* mijenja stil plivanja. Za razliku od juvenilnog stadija adultna jedinka ne koristi više samo mlazni pogon, već se pokreće prvenstveno pomoću peraja (www.animaldiversity.ummz.umich.edu/site/index.html). Unatoč malom, slabo mišićavom i viskoznom tijelu *V. infernalis* je efikasan plivač, bar što se tiče kratkih udaljenosti. Kada je uznemiren *V. infernalis* prevlači svoju mrežu i krakove preko glave i plašta, zauzimajući tzv. „bundeva“ ili „ananas“ položaj (Sl. 20) (www.tonmo.org).



Slika 20. Vrsta *V. infernalis* u „bundeva“ položaju (www.tonmo.org).

6.2. RED OCTOPODA

Red Octopoda se sastoji od dva podreda, Cirrata i Incirrata. Vrste podreda Cirrata su dubokomorske hobotnice koje žive u svim svjetskim oceanima. Te relativno velike hobotnice su rasprostranjene u dubinama od 300 do 7000 m. Maksimalna izmjerena dužina im je 1,5 m, ali postoji fotografija primjerka za kojeg se pretpostavlja da je dug 4 m. Tijelo im je viskozno, a otvor plašta je reduciran uslijed čega je napušten mlazni pogon za pokretanje. Primarno se pokreću u snažnim perajama koje su u vršenoj na unutarnju ljusku neobičnog oblika. Na svim se osam krakova izmjenjuju prijanjalke i ciri. Mreža između krakova je najčešće vrlo dobro razvijena, a u nekim vrstama seže sve do vrhova. Nemaju hektokotilizirani krak, ali kod nekih vrsta dolazi do seksualne modifikacije krakova, najčešće povećanja prijanjalki. Velika jaja polažu zasebno na objekte na dnu oceana. U slijedećim potpoglavljima su zasebno prikazane osobine triju porodica (Opisthoteuthidae, Cirroteuthidae, Stauroteuthidae) podreda Cirrata.

S druge strane vrste podreda Incirrata za razliku od vrsta podreda Cirrata nemaju cire, unutarnju ljusku ni peraje. Prvenstveno ga sačinjavaju brojne plitkomorske hobotnice, no dvije se porodice izdvajaju kao isključivo dubokomorske, Amphitretidae i Allopeosidae (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

6.2.1. Porodica Opisthoteuthidae

Tijelo hobotnica porodice Opisthoteuthidae je spljošteno duž anteriorno-posteriorne osi. Spljoštenost je najzamjetljivija kod vrste roda *Opisthoteuthis* (Sl. 21). Radula im je reducirana ili je uopće nema uslijed navike gutanja cijelog plijena. Ciri su kratke, naročito usporedivo s onima porodice Cirroteuthidae te nemaju sekundarnu mrežu. Većina vrsta porodice Opisthoteuthidae sjede na oceanskom dnu ili plivaju tik iznad njega. Vrste roda *Opisthoteuthis* plivaju kontrakcijom krakova i mreže između njih, dok se vrste roda *Grimpoteuthis* služe snažnim perajama za plivanje. Kod ta dva roda također je zabilježen „bundeva“ ili „ananas“ položaj, koji kao i kod vrste *Vampyroteuthis infernalis* služi za obranu (Collins i Villanueva, 2006).

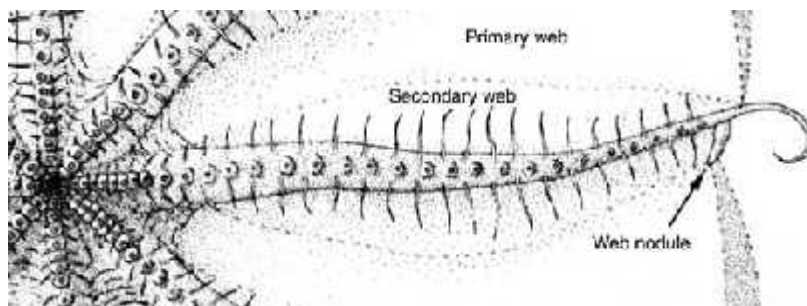


Slika 21. Vrsta *Opisthoteuthis* sp. (Hirschi, 2000).

6.2.2. Porodica Cirroteuthidae

Vrste ove porodice su u potpunosti pelagi ke, no nalaze se uglavnom blizu oceanskog dna. Tijela su im viskozna i jako osjetljiva. O i su kod nekih vrsta vrlo velike, dok kod drugih male ili pak zakržljale. Ciri su im jako duga ke, najduže zabilježene su bile 8 puta duže od promjera prijanjalki. Imaju primarnu i sekundarnu mrežu izme u krakova (Sl. 22) (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

Porodica sadrži dva roda: *Cirroteuthis* i *Cirrothauma*. Vrste roda *Cirrothauma*, *C. murrayi* (Chun, 1911) i *C. magna* (Hoyle, 1885), su velike hobotnice s unutarnjom ljuskom u obliku leptira te se karakteristi no samo kod ovog roda javlja redukcija vida s dubinom, što je ve prethodno opisano u 4. poglavlju. Vrsta *C. murrayi* je rasprostranjena u cijelom svijetu, a vrsta *C. magna* je prona ena jedino u Atlantskom i Indijskom oceanu. *C. magna* je najve a vrsta podreda Cirrata (Collins i Villanueva, 2006).



Slika 22. Skica kraka s primarnom i sekundarnom mrežom kod vrste *Cirroteuthis muelleri* (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

6.2.3. Porodica Stauroteuthidae

Porodica sadrži samo dvije vrste, *Stauroteuthis gilchristi* (Robson, 1924) i *Stauroteuthis syrtensis*. Na prvi pogled kod ove porodice se ističe velika mreža između krakova, često u obliku zvona (Sl. 23). Kada životinja zauzme položaj u obliku zvona krakovi su odvojeni od primarne mreže pomoću sekundarne. Kada je uznemirena napušta mrežu i spoji vrhove krakova, zauzimaju i „balon“ položaj. Pokreću se pomoću peraja ili izbacivanjem vode iz plašta, što doduše baš i nije učinkovito zbog oslabljene veze između krakova i mreže zbog prisutnosti sekundarne mreže. *S. gilchristi* i *S. syrtensis* imaju unutarnju ljusku u obliku slova U, a plašt tvori cijev oko lijevka (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca). Bioluminiscencija vrste *S. syrtensis* je već prethodno objašnjena u 4. poglavlju.



Slika 23. Vrsta *S. syrtensis* u položaju u obliku zvona (www.thedeepbook.org).

6.2.4. Porodica Alloposidae

Ova porodica pripada podredu Incirrata, a najvažnija vrsta je ogromna hobotnica, *Haliphron atlanticus* (Verill, 1881) koja doseže maksimalnu dužinu plašta od 0,4 m i ukupnu dužinu do 2 m. Godine 2002. uhvaćen je primjerak s 920 m dubine koji je težio 61 kg (www.decapoda.nhm.org/pdfs/27566/27566.pdf). Tijelo vrste *H. atlanticus* je viskozno s kratkim

plaštom i širokom glavom. Kratki krakovi imaju duboku mrežu, a lijevak je uklopljen u tkivo glave. Postoji spolni dimorfizam, mužjaci su manji od ženki. Hektokotilizirani krak se razvije u neprimjetnu vreću ispred desnog oka pa se čini da životinja ima samo sedam krakova, od kuda i ime sedmokraka hobotnica. Hektokotilizirani krak se odvoji tijekom parenja, a ženke uvaju oplođena jaja pri vršenju na oralnoj strani krakova, blizu usta. Vrsta zauzima mezopelagičke i batipelagičke zone oceana (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).

6.2.5. Porodica Amphitretidae

Porodica sadrži samo jedan rod, *Amphitretus* s dvije vrste. Vrste imaju malo, prozirno i viskozno tijelo s maksimalnom dužinom plašta 90 mm (Sl. 24). Nemaju unutarnju ljusku. Na proksimalnom dijelu krakova nalazi se jedan red prijanjalki, a na distalnom dva. Mreža je duboka, a plašt je spojen na posteriorni kraj lijevka. Plaštana šupljina ima tri otvora, jedan je ušće lijevka, a preostala dva su ostaci plaštane aparature smještene lateralno od lijevka. Za razliku od svih ostalih vrsta reda Octopoda jedino vrste porodice Amphitretidae imaju tubularne oči koje su dorzalno postavljene. Imaju hektokotilizirani krak, a vrste se međusobno razlikuju po njegovoj građi (www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca).



Slika 24. Vrsta *Amphitretus pelagicus* (Hoyle, 1885) (www.thedeepbook.org).

7. LITERATURA

- Aronson R.B. 1991. Ecology, Paleobiology and Evolutionary Constraint in the Octopus. *Bulletin of Marine Science* 49, 245-255.
- Boyle P., Rodhouse P.G. 2005. Oceanic and deep-sea species. U: *Cephalopods: Ecology and Fisheries*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 176-204.
- Brix O. 1983. Giant squids may die when exposed to warm water currents. *Nature* 303, 422-423.
- Carr S.M., Marshall H.D., Johnstone K.A., Pynn L.M., Stenson G.B. 2002. How To Tell a Sea Monster: Molecular Discrimination of Large Marine Animals of the North Atlantic. *The Biological Bulletin* 202, 1-5.
- Collard III. S.B. 2006. Why Light?. U: *In the deep sea*. Marshall Cavendish Benchmark, New York, pp. 23-28.
- Collins M.A., Villanueva R. 2006. Taxonomy, Ecology and Behaviour of the Cirrate Octopods. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 44, 277-322.
- Fiorito G., Scotto P. 1992. Observational Learning in *Octopus vulgaris*. *Science* 256, 545 – 547.
- Hanlon R.T., Messenger J.B. 1996. *Cephalopod Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, 248 str.
- Hirschi R. 2000. Where Do Octopuses Live? U: *Octopuses*. Carolrhoda Books, Minneapolis, pp. 17-22.
- Jereb P., Roper C.F.E. 2005. *Cephalopods of the world: An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiolidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes No.4, Rome, Vol.1, pp. 1-9.
- O'Dor R. 2002. Telemetered Cephalopod Energetics: Swimming, Soaring, and Blimping. *Integrative and Comparative Biology* 42, 1065-1070.
- Pechenik J.A. 2005. *The Molluscs*. U: *Biology of the Invertebrates*. Fifth Edition. McGraw-Hill International Edition, New York, pp. 207-261.
- Piper R. 2007. *Extraordinary animals: an encyclopedia of curious and unusual animals*. Greenwood Publishing Group, Westport, pp. 252-253.
- Robison B.H. 2004. Deep pelagic biology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300, 253-272.

Sweeney, M.J., Roper C.F.E. 2001. Records of *Architeuthis* Specimens from Published Reports.
National Museum of Natural History. Smithsonian Institution, 132 str.

Internetske stranice:

www.animaldiversity.ummz.umich.edu/site/index.html

www.bogleech.com/bio-ceph.html

www.bukisa.com/articles/33440_giant-creatures-of-the-deep-sea

www.decapoda.nhm.org/pdfs/27566/27566.pdf

www.hrbi.hr/_images/files/izdavastvo_38.doc

www.marinebio.org

www.nationalgeographic.com

www.nationalzoo.si.edu/default.cfm

www.squid.tepapa.govt.nz

www.thecephalopodpage.org

www.thedeepbook.org

www.tolweb.org/tree?group=Cephalopoda&contgroup=Mollusca

www.tonmo.com

www.untamedscience.com/biology/world-biomes/deep-sea-biome

8. SAŽETAK

Dubokomorski glavonošci su velika i raznolika skupina životinja koja cijeli svoj život provodi u oceanima na dubinama od 200 do 7000 m. Za život na takvim dubinama potrebne su posebne prilagodbe. Neke od njih su: viskozno tijelo, vrlo razvijena bioluminiscencija, razvijene oči nalik onima u sisavaca i niska razina metabolizma.

Sve dubokomorske vrste pripadaju podrazredu Coleoidea, koji sadrži oko 700 vrsta, a taj broj se stalno povećava i to ponajviše otkrivanjem novih dubokomorskih vrsta. Gotovo da nema porodice koja ne sadrži bar jednu dubokomorsku vrstu. Neke porodice su isključivo dubokomorske, dok neke sadrže tek nekoliko dubokomorskih vrsta koje su među vrlo značajne. U ovom radu su izložene najvažnije dubokomorske vrste i porodice glavonožaca.

9. SUMMARY

Deep-sea cephalopods are large and diverse group of animals that spend their entire life cycle in the oceans at depths of 200 to 7000 m. Living in such depths requires specific adaptations. Some of them are: gelatinous body, well-developed bioluminescence, developed eyes similar to those in mammals and the low level of metabolism.

All deep-sea species belong to the subclass Coleoidea, which contains about 700 species, and that number is steadily increasing mostly because of newly-discovered deep-sea species. There is almost no family that doesn't contain at least one deep-sea species. Some families are exclusively deep-sea, but some contain only a few deep-sea species, but very significant ones. In this paper are presented the main deep-sea cephalopod species and families.